**Рост грибов и влияние внешних факторов на ростовые процессы**

**Рост грибов**. Процесс увеличения размеров клеток, а следовательно, и общей массы характеризуется понятием «рост». Он осуществляется у мицелиальных грибов путем растяжения внутренней оболочки верхушечной клетки. Необходимое условие роста — наличие питательных веществ и поступление к растущей клетке цитоплазмы из соседних предверхушечных клеток. Не меньшее значение имеют активные процессы синтеза, в ходе которых образуются ядро, клеточные органоиды и элементы клеточной стенки. У дрожжевых грибов рост новых дочерних клеток происходит неразрывно путем почкования или деления. Эта способность характерна и для некоторых мицелиальных грибов.

Растущий участок гифы содержит повышенное количество цитоплазмы, белковых веществ, нуклеиновых кислот, ферментов, т. е. он наиболее активен в физиологическом отношении. За растущими клетками располагаются вакуолизированные, цитоплазма которых через поры поперечных перегородок под влиянием сил осмотического давления выталкивается к верхушечной клетке. В вакуолизированных предверхушечных клетках содержатся запасные питательные вещества, в том числе гликоген, используемые для образования оболочки.

Скорость роста грибов, произрастающих на твердых питательных средах, чаще всего определяют путем измерения диаметра или радиуса и общей площади колонии мицелия, а скорость роста спор — по увеличению объема их биомассы при набухании.

Ростовые процессы сильно зависят от генетических особенностей, условий культивирования и действия внешних факторов. Скорость роста разных грибов далеко не одинакова. В связи с этим их подразделяют на быстрорастущие (Neurospora, Trichoderma, Muco-rales, Aspergillus), отдельные представители которых могут расти с высокой скоростью — до 3—6 мм/ч, и медленнорастущие (Phellinus ріnі, Polystictus circinatus). Прирост быстрорастущих дереворазрушающих грибов Fomes fomentarius и Pleurotus ostrealus составляет 9—14 мм в сутки, а медленнорастущего Piptoporus betulinus — лишь 1,5—3,0. Е. В. Ветровой доказано, что скорость роста гетерокарионов выше, чем гомокарионов.

Рост мицелия прекращается при полном использовании питательной среды или при переходе гриба в следующие стадии развития, связанные с размножением. Таким образом, вегетативный рост — подготовительный этап, создающий благоприятные условия для размножения. Микроскопические исследования мицелия позволили выделить у грибов ряд возрастных стадий, характеризующихся определенными признаками.

I стадия — прорастание конидий (спор). Включает два этапа: первый — набухание конидий (длится 4—10 ч), второй — образование ростовых трубок и первичного мицелия из нескольких клеток. Цитоплазма не дифференцирована, в клетке содержатся мелкие вакуолярные пятна.

II стадия — разрастание мицелия и его ветвление (лагфаза). Ядро приобретает характерный для грибов вид. Образуются мелкие гранулы липидов.

III стадия — равномерный интенсивный рост, сопровождающийся активными обменными процессами и накоплением нуклеиновых кислот.

IV стадия — замедленный рост, старение мицелия, спорообразование, накопление вторичных метаболических продуктов.

V стадия — принята для условного обозначения полного автолиза мицелия.

Применительно к отдельным грибам, в частности к продуцентам пенициллина, детально описаны все возрастные изменения. Так, у Penicillium chryzogenum описано 7 возрастных стадий.

Продолжительность роста грибов в той или иной стадии зависит от экологических факторов, генетических особенностей, условий культивирования и др.

**Влияние внешних факторов на ростовые процессы**. Условия окружающей среды — температура, рН среды, свет, аэрация, влажность — на протяжении всего жизненного цикла грибов постоянно оказывают свое воздействие. Прежде всего они сказываются на характере и особенностях ростовых процессов, т. е. скорость роста — один из ведущих показателей ответной реакции грибов на влияние внешних факторов.

Температурные факторы. Достаточное количество тепла — одно из основных условий жизни гриба. Причем активная жизнедеятельность каждого вида возможна в пределах определенных температурных границ. Наиболее гармоничное течение обменных процессов наблюдается при температурном оптимуме. Воздействие слишком низких или слишком высоких температур приводит к глубоким нарушениям в координации процессов жизнедеятельности, к необратимым повреждениям цитоплазмы. Если температура снижается и переходит в критическую, прекращается движение цитоплазмы, утрачивается полупроницаемость мембран и клетка гибнет. Высокая температура также приводит к гибели клетки вследствие "нарушения мембран, наступающего в результате инактивации и денатурации белков и расстройства обменных процессов.

Нижний предел, при котором прекращается рост клеток абсолютного большинства грибов,— 0—3° С, а верхний — не превышает 40° С. Единственного температурного оптимума для грибов не существует, так как потребность в температуре для роста мицелия, образования плодовых тел и прорастания спор не одинакова. Например, оптимум температуры для прорастания спор у заборного трутовика Qloephillurn seriarium составляет 30—34° С, а для роста грибницы — 36° С.

Снижение интенсивности роста или полное отсутствие его у грибов при определенной температуре в некоторых случаях вызвано неспособностью синтезировать необходимые аминокислоты и витамины. В опытах Д. Фриза культуры Coprinus fimetarius отличались хорошим ростом даже при температуре 44° С, если в среде содержался гидролизат казеина, активным компонентом которого является метионин. Очевидно, блокировка синтеза этой аминокислоты при повышенной температуре служит причиной прекращения роста мицелия. В зависимости от потребности в температуре грибы подразделяются на три группы: холодолюбивые, тепловыносливые и теплолюбивые.

Отсутствие роста у грибов при температуре ниже нуля не означает, что они гибнут. Некоторые плодовые тела семейства Polyporaceae способны выдерживать пониженные температуры до —100° С, а мицелий Lentinus lepideus, Fomitopsis carnea выносит сухой жар до +100° С, хотя увлажненный воздух вызывает отмирание грибницы еще при 55° С. Вместе с тем плодовые тела, имеющие мясистую или мягкую кожистую консистенцию и относящиеся к однолетним (Роlyporus, Polystictus и др.), зимой погибают от морозов. В свою очередь, деревянисты и пробковые плодовые тела грибов из родов Fomes, Daedalea и другие отличаются высокой устойчивостью к низким температурам и с наступлением весны вновь начинают вегетировать.

Показательны экологические модификации различного географического происхождения. Так, среднесуточный рост Fusarium sporotrichioides у северных культур (якутских) обычно ниже, чем у южных изолятов (азербайджанских и краснодарских).

Возможность развития каждого гриба, прежде всего, определяется рН среды, или реакцией субстрата в естественных условиях. Питательная среда, содержащая все необходимые вещества, но приготовленная без учета необходимой кислотности (или щелочности), может совсем исключить возможность развития организма или не окажет на него сильного ингибирующего действия. Это объясняется образованием аммиака и органических кислот, повышающих рН, вследствие неодинакового поглощения компонентов среды, усвоения катионов и анионов. При физиологических исследованиях важно сохранять исходное значение рН среды, используя мел, щелочи или фосфатный буфер.

Оптимальное значение рН для большинства грибов ниже 7 (в пределах 5,0—6,0), что соответствует слабокислой реакции среды. Вместе с тем есть грибы, приспосабливающиеся к субстрату с более кислой реакцией. К ним относятся дереворазрушающие, подстилочные и микоризные грибы, образующие органические кислоты. М. И. Бойко, определивший рост Hetero-basidion annosum у 9 штаммов гриба, показал, что их рост может осуществляться в диапазоне рН от 2,5 до 9,5, причем накопление биомассы при рН от 5,5 до 9,5 уменьшается. У некоторых представителей микоризных грибов рода Boletus оптимум рН находится в пределах 3.

Показано, что рН среды оказывает влияние на активность протеаз. Так, у гриба Emericellopsis glabra при изменении значения рН реакционной смеси от 6,0 до 12 активность протеаз увеличивается в 5,6 раза.

Рост грибов на питательных средах в большинстве случаев сопровождается изменением рН в сторону подкисления. Оригинальные опыты были проведены И. Г. Коневской по определению изменения рН среды, в качестве которой была взята бумага (сульфатная, льняная, сульфитная, хлопковая и газетная), инокулированная целлюлозоразрушающим грибом Chaetomium globosum. После 60 суток опыта рН сульфатной, хлопковой, льняной и сульфитной бумаги изменилась в сторону подкисления, а газетной — в сторону подщелачивания.

Световые факторы и излучение. Солнечная радиация оказывает существенное воздействие на процессы жизнедеятельности грибов, хотя действие разных участков спектра солнечного излучения неодинаково. Так, длинноволновое излучение вызывает активацию тепловых рецепторов, мутагенный эффект оказывают ультрафиолетовые лучи, а видимый свет влияет на фотозащитные и фотохимические процессы. Большинство грибов растет с примерно одинаковой интенсивностью на свету и в темноте. Однако под влиянием яркого света наблюдается угнетение роста мицелия и прорастания спор у представителей Trichoderma, Penicillum и других грибов, особенно с бесцветными оболочками. Весьма значительно свет действует на формирование органов плодоношения. Плодовые тела Heterobasidion annosum, Polystictus abietinus, Armillariella mellea и многих других высших грибов при выращивании на искусственных питательных средах образуются только в условиях рассеянного освещения. Показательно, что различное действие света на спорообразование можно обнаружить даже внутри одного рода. Если Botrytis cinerea спороносит на свету и в темноте, то В. gladiolorum — только на свету. При одностороннем освещении наблюдается фототропическая реакция спороносных органов в сторону источника света. Хорошо заметные положительные фототропические изгибы дают представители Mucorales, в частности спорангиеносцы Pilobolus cry-stallinus, виды родов Phycomyces, Spinellus, Hirschio-porus и др. Для некоторых пиреномицетов характерен изгиб хоботка перитеция, у сумчатых аналогичным образом изгибаются сумки, а у шляпочных базидиомицетов — ножки.

Полное отсутствие света у одних грибов (Pilobolus, Lentinus, Coprinus и др.) вызывает стерильность грибницы, в то время как у других (Aspergillus, Me-rulius, Schizophyllum и др.) спороносные органы могут развиваться и в темноте. Нормальное развитие плодовых тел у Lentinus edodes наблюдается при интенсивности освещенности от 5 лк и выше. При отсутствии света образуются светлоокрашенные гипертрофированные плодовые тела. Под действием света в мицелии и спорах некоторых грибов образуются пигменты.

Слово «пигмент» происходит от латинского pigmentum — краска. Благодаря «цветности» пигментов они способны поглощать определенные лучи спектра. Пигментация оболочек спор значительно повышает их устойчивость к действию прямых солнечных лучей при перемещении воздушными течениями. Пигменты грибов подразделяются на несколько групп. 1. Пигменты, образующиеся в результате превращения орилпирувата (терфенилхиноны и их производные — атроментин, полипровал, телефоровая, пульвиновая, вариегатовая кислоты и др.). 2. Пигменты, происходящие по ацетатно-мевалонатному пути (скутигерал, траметин, дермоцибин, дерморубин, дермолютеин, эмодин и др.). 3. Пигменты, образующиеся по мевалонатному пути (лактаровиолин, лактарофульвин, Различные каротиноиды, в первую очередь (каротин, а также лакопин, кантаксантин и др.). 4. Азотсодержащие пигменты (циннабарин, трамесангвин), а также Ряд пигментов различной структуры и происхождения (азахионы, индиго и др.).

Следует подчеркнуть, что свет не является необходимым условием для синтеза у грибов всех пигментов. Так, биосинтез синего пигмента индиго у гриба Schizophyljum находится в зависимости от образования яблочной кислоты, накапливаемой в мицелии по мере его развития. Этот пигмент образуется лишь в культуре, утратившей способность к синтезу яблочной кислоты. В то же время при добавлении к среде ионов меди содержание яблочной кислоты снижается и увеличивается количество индиго.

Для некоторых дрожжей, в частности Candida pulcherria, характерен ярко-красный пигмент пульхерримин.

Многочисленную и широко распространенную у низших грибов Mucoraceae, Choanephoraceae, Могtierellaceae и др.) группу пигментов составляют каротиноиды. Интенсивным синтезом каротина обладают BlakesJea trispora и Choanephora cucurditarum, которые могут быть использованы для получения 3-каротина. В опытах Е. П. Феофиловой, показано, что на синтез каротиноидов сильное влияние оказывает дифениламин. У гриба Blakeslea trispora мицелий, отмытый от дифениламина, синтезирует каротин значительно быстрее, чем в контрольной культуре, что связывают с накоплением бесцветного предшественника, который далее используется на синтез каротина. Если же мицелий не отмыт от дифениламина, то в нем не происходит образования жировых включений, накопленных оранжевыми гранулами каротина. Наряду с этим изменяется и морфология клеток мицелия. У других грибов дифениламин вызывает накопление фитоина и фитофлуина, т. е. проявляется специфическое воздействие указанного соединения на биосинтез пигментов.

Каротиноиды — производные изопрена, представляющие собой ненасыщенные соединения терпенового ряда, принадлежат к нерастворимым в жирах пигмеитам. Найдены эти вещества у грибов всех систематических групп, хотя у многих они содержатся в небольшом количестве. Например, у базидиомицета Clitocybe venutissima - и каротины составляют 0,17 % сухой массы плодовых тел. Повышенное содержание каротина характерно для аскомицетов (порядки Taphrinales, Protomycetales и др.) и базидиомицетов, особенно ржавчинных грибов, имеющих желтую и оранжевую окраску. Каротиноидные пигменты найдены у многих несовершенных грибов как темноокрашенных (Cladosporium, Curvularia и др.), так и светлоокрашенных (Cephalosporium, Trichotecium и др.). Роль их в организме грибов весьма разнообразна и прежде всего связана с реакциями фототропизма и фототаксиса.

Грибы содержат много пигментов — производных хинона (атрометин, лейкомелон, аураутиацин и др.), антрахинона, бензохинона и нафтохинона. Большое число разных типов хинонов содержится у несовершенных грибов порядка гифомицеты (Penicillium, Аlternaria, Aspergillus и др.). Хиноны обладают антибиотическим и токсическим действием, окрашены в фиолетовый или почти черный цвет. Пигменты грибов имеют самую различную окраску — желтую, коричневую, красную, черную, зеленую, фиолетовую и др. Они вызывают окрашивание не только мицелия и плодовых тел, но и питательной среды, на которой произрастают грибы.

Многие грибы содержат темные пигменты — меланины, представляющие собой высокополимерные соединения, образующиеся при ферментативном окислении фенолов. Меланиновые ферменты придают ряду видов грибов высокую устойчивость к экстремальным Условиям существования.

Из лучей солнечного спектра наиболее сильное влияние оказывают ультрафиолетовые, которые могут вызывать мутации, а при высоких дозах облучения — полностью подавлять жизнедеятельность грибов.

Имеются сведения о большой интенсивности действия на некоторые грибы сине-фиолетовых лучей.

У Aspergillus clavatis при воздействии синими лучами формируются удлиненные конидиеносцы, под действием же красных лучей размер конидиеносцев резко уменьшается. Степень освещенности сильно влияет и на скорость освобождения спор из плодовых тел. У некоторых аскомицетов (Podospora curvula, Nectria cinnabarina) — спорообразование наступает лишь в дневные часы, у других (Hypoxylon fuscum) — только в ночное время. В ряде опытов показано угнетающее воздействие инфракрасных лучей на рост домовых (Serpula lacrymans, Poria vaporaria, Coniophora cerebella) и дереворазрушающих (Heterobasidion annosum) грибов.

Сильное влияние на грибы оказывает ионизирующее облучение, хотя темноокрашенные грибы выделяются своей резистентностью к облучению. Получены косвенные доказательства того, что ионизирующая радиация вызывает повреждение ДНК. Особой чувствительностью к радиоизлучению обладают мутанты Aspergillus nidulans, Coprinus lagopus и др. Дозы, оказывающие летальное действие на грибы, главным образом плесневые, используются для защиты материалов от микодеструкторов, спасения художественных ценностей и археологических документов.

Свет оказывает влияние на половую и бесполую репродукцию у грибов. Одним из соединений, индуцирующих репродуктивные процессы, является гормоноподобное вещество, получившее название Р310, выделенное из мицелия Ascochytapisi, подвергнутого действию ближнего ультрафиолета и других несовершенных грибов.

Аэрация. Среди грибов нет облигатных анаэробов. Наиболее типичные факультативные анаэробы — дрожжи. Потребность их в кислороде для нормального развития далеко не одинакова, даже у грибов, относящихся к одному и тому же роду. Так, Fusarium oxyporus выживает в анаэробных условиях в течение 13 недель, тогда как F. eumartii погибает менее чем через три недели.

Большой чувствительностью к недостатку кислорода отличаются домовые грибы. Например, у Serpula lacrymans и Coniophora cerebella допустимый минимум прациального давления кислорода находится в пределах 2,7 кПа (21 мм рт. ст.). Дереворазрушаю-щие грибы — паразиты живых деревьев из родов Ste-reum и Trametes менее чувствительны к недостатку кислорода и нормально произрастают даже при парциальном давлении 0,9—1 кПа (7—8 мм рт. ст.), а максимальная активность дыхания у Aspergillus oryzae наблюдается при 13,6 кПа (105 мм рт. ст.).

Влажность среды. Большинство грибов для своего роста нуждается в сравнительно высокой влажности. Так, съедобные грибы обычно появляются в дождливую теплую погоду. Развитие плесневых грибов также возможно лишь на субстратах, отличающихся повышенной влажностью. Дереворазрушающие грибы наибольшую скорость роста имеют при абсолютной влажности древесины 30—80 %, хотя минимальная и максимальная влажность, при которой они развиваются, находится в пределах от 20 до 150 %.

Влажность древесины может служить фактором, ограничивающим рост и разрушительную деятельность ряда грибов. Эту особенность используют, в частности, для предохранения древесины от поражения грибами, насыщая ее влагой методом дополнительного увлажнения или дождевания. Этот прием применяют для повышения сохранности свежесрубленной древесины. Методика его подробно разработана А. Т. Вакиным.

Органы полового размножения обычно развиваются в воздушной среде, и для них более благоприятна несколько большая сухость по сравнению с оптимумом для роста мицелия. Показательно также, что у одних грибов, преимущественно плесневых, даже небольшое снижение влажности воздуха задерживает образование спор, в то время как у других, например мучнисторосяных Erysiphales, число образующихся конидий значительно увеличивается.

Споры грибов отличаются высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам и в условиях низкой влажности длительно сохраняют жизнедеятельность.

Существуют грибы, преимущественно из гастеромицетов, приспособившиеся к жизни в засушливых пустынных условиях (виды родов Simblum, Podaxis и др.). Они выносят полное обезвоживание, а в период дождей восстанавливают свою жизнедеятельность. Развитие грибов на растворах питательных веществ может сдерживаться осмотическим давлением окружающей среды, т. е. вода в этом случае становится недоступной, повышение концентрации осмотически деятельных веществ вызывает плазмолиз клеток и полностью останавливает их рост. Вместе с тем величина переносимого клетками осмотического давления неодинакова и определяется как специфическими особенностями грибов, так и природой находящихся в растворе веществ. По данным В. Лилли и Г. Барнет, гриб Rhizopus nigricans переносит осмотическое давление глюкозы в 63,2-102 кПа (63,2 атм), сахарозы— 42,1-102 кПа (42,1 атм), KNО3 — 27,5-102 кПа (27,5 атм). Сосущая сила клеток мицелия разных штаммов грибов Trichoderma находится в пределах (45—48) 102 кПа (45—48 атм). Высокой устойчивостью к осмотическому давлению раствора отличаются фитопатогенные грибы, сосущая сила клеток которых значительно выше, чем клеток растения-хозяина.

Загрязнение воздуха. Содержание в воздухе промышленных отходов в повышенных концентрациях оказывает отрицательное воздействие на ростовые процессы грибов. Так, обработка сернистым газом 5-дневной культуры Heterobasidion annosum в концентрации 134 мг/л снижала рост мицелия в зависимости от штамма на 75—95 %. При введении NOx в концентрации 66,7 мг/л в 7-дневную культуру рост мицелия замедлялся на 45 %, а у некоторых штаммов вообще прекращался. Примерно аналогичная зависимость обнаружена и в накоплении биомассы под влиянием SО2 и NOx. В опытах с воздействием тяжелых металлов найдено, что наибольшей токсичностью к Н. annosum обладают соли свинца и никеля, в меньшей степени — соли меди и марганца, а соли цинка в испытываемых концентрациях рост корневой губки не ингибировали.

Определение содержания фтора в плодовых телах съедобных грибов порядка Agaricales показали, что содержание фтора зависит от вида гриба, места и года сбора и может достигать 1 мг на 100 г сухого вещества, т. е. свидетельствует о влиянии окружающей среды на содержание фтора в плодовых телах. Как правило, концентрация минеральных элементов в шляпках выше, чем в ножках.

Доказано, что плодовые тела съедобных грибов способны аккумулировать кадмий и ртуть, меченные радиоактивными изотопами. Так, у Pleurotus flabella-tus обнаружено 75 % внесенного в субстрат кадмия и 38,5 % ртути, в то время как у Agaricus bisporus соответственно 1,27 % и 8,42 %. Таким образом, перенос металлов в плодовые тела у различных видов происходит с неодинаковой интенсивностью.

**Литература**

1. Жданова Н.Н., Василевская А.И. Экстремальная экология грибов. — К., 1982

2. Биосинтетическая деятельность высших грибов / А.Н. Шиврина, О.П. Мезковская, Н.Н. Фалина и др. — Л., 1969

3. Беккер 3.Э. Физиология грибов и их практическое использование. — М., 2003

4. Денисова Н.И. Природа и биологическая роль протеиназ базидиальных грибов//Микология и фитопатология.— 1984 — Т. 18, №2. —С. 116—121.